

## Asma Hidrolik İletkenliği: Akuaporinler

Mehmet KOÇ<sup>1\*</sup>, Alev YILMAZ<sup>2</sup>, Muhittin KULAK<sup>3</sup>, Ümit Erol HAYDAR<sup>4</sup>

<sup>1\*</sup>Kilis 7 Aralık Üniversitesi, Teknik Bilimler Meslek Yüksekokulu, Bitkisel ve Hayvansal Üretim Bölümü, Türkiye

<sup>2</sup>Tarım ve Orman Bakanlığı, Manisa Bağcılık Araştırma Enstitüsü Müdürlüğü, Türkiye

<sup>3</sup>Iğdır Üniversitesi, Teknik Bilimler Meslek Yüksekokulu, Bitkisel ve Hayvansal Üretim Bölümü, Türkiye

<sup>4</sup>Kilis 7 Aralık Üniversitesi, Ziraat Fakültesi, Bahçe Bitkileri Bölümü, Türkiye

### ÖZ

Asma, ilk kez Anadolu ve Transkafkasya Bölgesinde kültüre alınan ve günümüzde Çin'den Amerika'ya, Avustralya'dan Güney Afrika'ya ve Akdeniz ülkelerine kadar yayılmış önemli bir türdür. Çevresel faktörlere karşı adaptasyon yeteneğinin yüksek olması dünya üzerinde yayılmasına imkân sağlamıştır. Bu sayede yarı kurak bölgelerde bile ekonomik anlamda üzüm yetiştiriciliği yapılabilmektedir. Asmanın kuraklığa karşı toleransının yüksek olmasının en önemli nedenlerinden bir tanesi bitki hidrolik iletkenlik ile ilgili mekanizmaları etkin kullanabilmesidir. Asmadaki hidrolik iletkenliğin temel düzenleyicisi ise akuaporinlerdir. Su kanal proteinleri olan akuaporinler, stomaların kapanmasından, emboli ve kavitasyondan kaçınmaya, köklerin topraktan daha kolay su almasını sağlamaya ve hücrelerdeki ozmotik dengeyi düzenlemeye kadar pek çok faaliyette görev almaktadırlar. Bu derlemede, asma bitkisinin kuraklık gibi abiyotik stres faktörlerine karşı hidrolik iletkenliğinin düzenlenmesinde önemli rol oynayan akuaporinlere odaklanılmıştır.

**Anahtar Kelimeler:** Pasif su taşınımı, *Vitis vinifera*, abiyotik stres, PIP, TIP

## Grapevine Hydraulic Conductivity: Aquaporins

### ABSTRACT

Grapevine, initially cultivated in the Anatolian and Transcaucasian regions, has become an important species spread from China to America, from Australia to South Africa, and across Mediterranean countries today. Its high adaptability to environmental factors has facilitated its worldwide dissemination. Consequently, even in semi-arid regions, economic grape cultivation is feasible. One of the main reasons for grapevine's high tolerance to drought is its effective utilization of plant hydraulic conductivity mechanisms. The primary regulators of hydraulic conductivity in grapevines are aquaporins. Aquaporins, which are water channel proteins, are involved in various activities ranging from the closure of stomata to avoiding embolism and cavitation, facilitating easier water uptake by roots from the soil, and regulating osmotic balance within cells. This review focuses on aquaporins, which play a significant role in regulating hydraulic conductivity in grapevines against abiotic stress factors such as drought.

**Keywords:** Passive water transport, *Vitis vinifera*, abiotic stress, PIPs, TIPs<sup>1</sup>

### 1. GİRİŞ

Asma, antik çağlardan günümüze kadar insanlığın yaşamında önemli bir yer edinen nadir bitki türlerindedir. Dünya genelinde üzüm üretimi genellikle sofralık, kurutmalık ve şaraplık olmak üzere üç ana kategoride gerçekleştirilir. Bu alanda yıllık 100 milyar doların üzerinde bir ticaret hacmi bulunmaktadır ve özellikle Akdeniz Havzası, üzüm üretiminin yoğun olarak yapıldığı bir bölgedir [1].

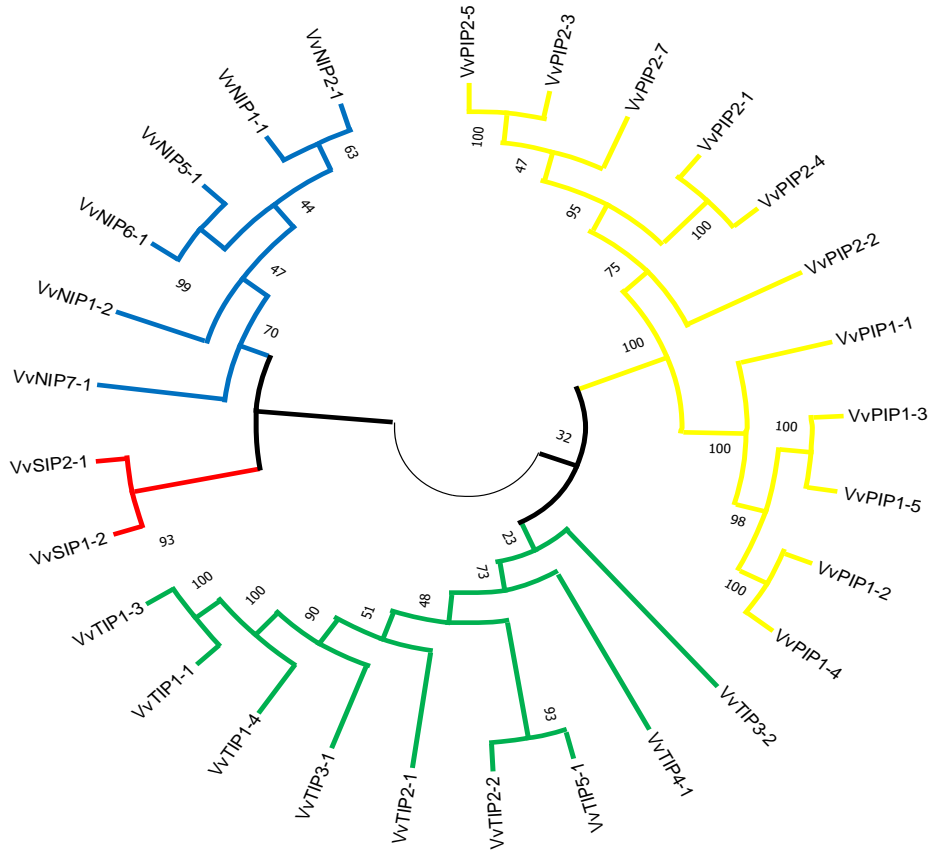
<sup>1\*</sup> Sorumlu yazarın e-posta adresi: [mk\\_mehmetkoc@outlook.com](mailto:mk_mehmetkoc@outlook.com)

Ancak, küresel iklim değişikliğinin etkileri giderek daha fazla hissedilmektedir. Bu olumsuz etkiler, özellikle Akdeniz Havzası'nda bulunan bağ alanlarında yüksek sıcaklık ve kuraklık şeklinde görülmektedir [2]. Bu nedenle yetiştiriciliğin ekonomik olarak sürdürülebilmesi için toleransı daha yüksek bitkilerin ıslahı büyük önem taşımaktadır. Bunu yapabilmek için bitkinin çevresel faktörlere karşı vermiş olduğu tepki mekanizmasını tam olarak anlamamız gerekmektedir. Asma bitkisinin bu olumsuz çevre şartlarına adaptasyon yeteneğini hidrolik iletkenliğini yüksek kabiliyetle kullanabilmesi olarak göstermektedir. Bunun akuaporin denilen protein ailesi ile etkili bir şekilde kullanabilmesinden ileri geldiği düşünülmektedir [3]. Bu derleme, bitki köklerinden yapraklara kadar olan bölgelerdeki su dengesinin korunması ve kuraklık stresine karşı bitki toleransının artırılmasına yardımcı olan akuaporinlerin rolünü üzerinde durulmuştur. Özellikle asma bitkisindeki akuaporinlerin, kuraklık gibi abiyotik stres faktörlerine adaptasyonda önemli bir rol oynadığı bilinmektedir. Bu derlemede, asma bitkisinde akuaporinlerin hidrolik iletkenliğinin düzenlenmesindeki önemi üzerine odaklanılmıştır.

Akuaporinlerin bütün canlı organizmalarda bulunduğu tahmin edilmektedir. Hidrofobik yapıya sahip akuaporinler, hücreyi saran ve bariyer görevi gören plazma membranından su moleküllerinin rahatça geçmesinde rol alırlar. Knepper ve meslektaşları, 1992 yılında memelilerde akuaporinlerin keşfi ile 2003 yılında Nobel ödülünü almışlardır [4]. Memelilerin ardından bakteri ve bitkiler gibi diğer canlılarda da bulunduğu belirlenmiştir [5]. Bitkide akuaporinler ilk olarak 1993 yılında Kaldenhoff ve Richter [6] tarafından bulunmuştur. Transmembran protein kanalları üst ailesi MIP (Major Intrinsic Proteins) üyesi olan akuaporinler hücre içinde bulunduğu bölgeye, proteinin boyutuna, sekans dizilerine ve fizikokimyasal özelliklerine göre bitkilerde 5 alt gruba ayrılmışlardır. Bunlar Plasma Membrane Intrinsic Proteins (PIPs), Tonoplast Intrinsic Proteins (TIPs), Nodulin-26-Likeintrinsic Proteins (NIPs), Small Intrinsic Proteins (SIPs) ve Uncategorized X Intrinsic Proteins (XIPs)' dir. Bu 5 grubun yanı sıra GlpF-like Intrinsic Proteins (GIPs), Hybrid Intrinsic Proteins (HIPs) akuaporinlere toprak yosunu (*Physcomitrella patens*) gibi bazı ilkel yapıları bitkilerde rastlanılmıştır [7]. İlkel bitkilerde daha fazla olan akuaporin alt ailesinin arasından bazılarının, bitkilerin evrimsel süreçlerinde kaybolduğu ileri sürülmüştür [8]. Memelilerde 13 kadar akuaporin sınıflandırılırken bu rakam, *Arabidopsis thaliana*'da 35, *Oryza sativa* L.'de 33, *Zea mays*'da 31, asmada yapılan çalışmalarda toplam 28 olarak ifade edilmiştir [9]. Ayrıca poliploidi gösteren türlerde 100'ün üzerine çıkmaktadır [10,11,12].

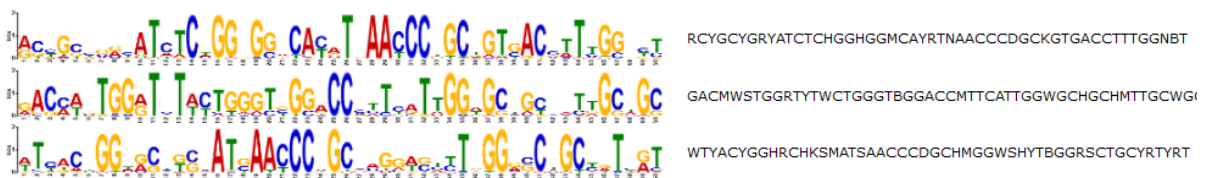
## 2. AKUAPORİNLERİN SINIFLANDIRILMASI

Ulusal Biyoteknoloji Bilgi Merkezi (NCBI) veri tabanında kayıtlı asma bitkisine ait akuaporin ailesinin sekans dizileriyle yapılan filogenetik analiz Şekil 1'de görülmektedir (Erişim tarihi: 30.09.2023). Bu dendrogram incelendiğinde 4 aileye ait 28 akuaporin izoformları görülmektedir. En büyük aile PIP alt ailesi iken en küçük aile SIP akuaporin alt ailesidir. XIP grubu akuaporinler üzerinde ise halen tartışma bulunmaktadır [13].

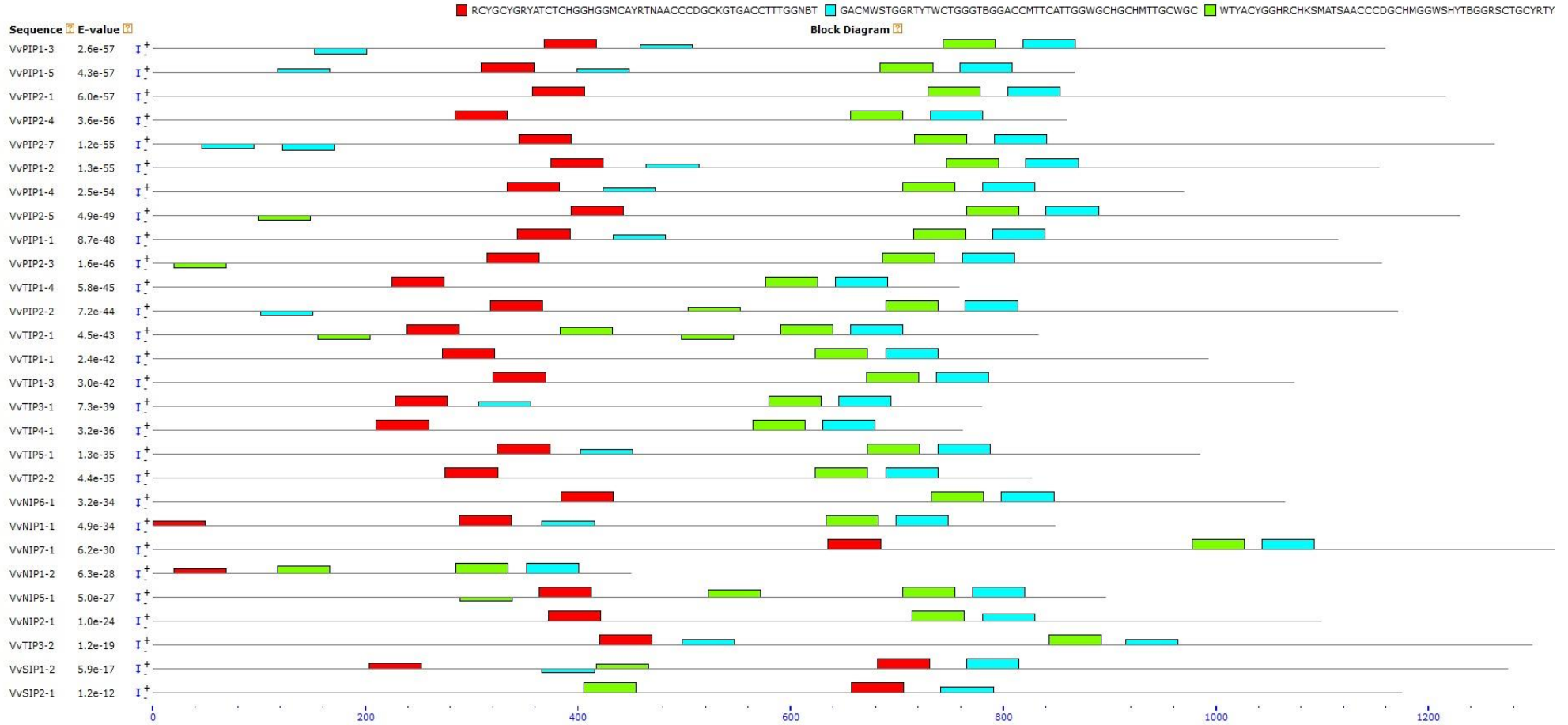


**Şekil 1.** Ncbi gen bankasına kayıtlı asma akuaporinlerinin nükleotit sekans dizinlerinin bootstrap methodu ve Neighbor-Joining yöntemine göre oluşturulan filogenetik ağaç.

Asma akuaporin ailesinde 3 farklı protein motifi bulunmuştur (Şekil 2). İncelendiğinde her grubun kendi içinde ayrıldığı ve bazı ailedeki proteinlerin motiflerinin oldukça benzer olduğu görülmektedir (Şekil 3). Benzer protein kodlayan bu izoformların benzer bir transkript dağılım modeline sahip olduğu ve ekspresyon seviyelerindeki artış ile proteinlerinin etkinliklerinin artırılmasına yönelik geliştirilmiş bir strateji olarak yorumlanmıştır [14]. Ayrıca protein motifine göre, TIP3;2 akuaporinin ise TIP grubuna daha uzak olduğu görülmektedir.



**Şekil 2.** Asma akuaporin ailesinin sekans dizinlerindeki Motif Alignment&Search Tool (MAST) kullanılarak oluşturulan protein motifleri



Şekil 3. Ncbi gen bankasından asma bitkisine ait akuaporinlerin sekans benzerliklerine göre MAST kullanılarak oluşturulmuş proteinlere ait motiflerin dizilimi.

## 2.1. Plazma Membran İçsel Proteinler (PIP)

Arabidopsis bitkisinde ilk defa bulunan PIP akuaporin ailesi üzerine çalışmalar, asma bitkisinde abiyotik stres üzerine çalışmaların artmasıyla beraber yoğunlaşmıştır [13]. Plazma membranında yoğun olarak bulunan PIP grubu en büyük bitki alt akuaporin ailesidir. Bu PIP alt ailesi aminoasit ve nükleotit benzerliğine göre PIP1 ve PIP2 olmak üzere ikiye ayrılmaktadır. PIP grubu akuaporinlerin birbirleriyle benzerlik oranı diğer türlerde de olduğu gibi asmada da yüksek bulunmuştur. Hatta VvPIP1;2 ve VvPIP1;4 akuaporin izoformlarının nükleotit seviyesinde %99, aminoasit seviyesinde %100 e yakın bir değer bulunmuştur [14]. PIP'ler, su taşınımının yanı sıra mezofil dokusunda CO<sub>2</sub> difüzyonunu artırarak da fotosentezi etkileyebilir [15]. PIP akuaporinleri pH değişimine duyarlıdır. Bu nedenle stres faktörünün kökler tarafından hissedilmesiyle ksilemdeki pH değişimine bağlı olarak PIP akuaporinlerin ifade seviyelerinde değişimler gözlemlenir [12,16]. PIP1 ve PIP2 akuaporinlerinin gen ifadesi bitkide farklı seviyede olsa da birbirleri ile etkileşimi söz konusudur [16]. PIP2 akuaporinleri suyun hareketinden sorumlu iken PIP1'in daha çok stoma ve mezofil iletkenliği için önemli olan CO<sub>2</sub> trafiğinden sorumlu olduğu ifade edilmiştir [18].

## 2.2. Tonoplast İçsel Proteinler (TIP)

TIP akuaporinleri, vakuol membranı olan tonoplastta yoğun olarak bulunmaktadır. Bunun yanı sıra kloroplastta bulunan thykoidlerde de bulunduğu rapor edilmiştir [18]. TIP akuaporin izoformları arasında benzerlik PIP'ler kadar değildir ve 5 (TIP1, TIP2, TIP3, TIP4, TIP5) alt aileye ayrılmaktadır. TIP akuaporinlerinin PIP akuaporinlerinden evrimleşerek onlardan ayrıldığı tahmin edilmektedir [8]. Bazı TIP grubu akuaporinler organa özgü olabilir. Örneğin TIP3;1 ve TIP3;2 tohumlarda ifade edilirken, TIP5;1 akuaporin polen mitokondrilerinde daha yoğun miktarda bulunmuştur [19]. TIP proteinleri değişen çevre şartlarına karşı hücre turgorunun korunması için suyun taşınımının düzenlenmesinde rol oynar. Su taşınımının yanı sıra vakuollerdeki gliserol, amonyak, üre taşınımında da etkili olduğu bildirilmiştir [20].

## 2.3. Nodulin-26-Benzeri İçsel Proteinler (NIP)

NIP grubu akuaporin alt ailesi filogenetik analizler ve ayrıca gözenek özellikleri açısından nispeten PIP ve TIP alt aileleri ile kıyaslandığında farklılık gösterir. Yosunlardan çiçekli bitkilere kadar pek çok bitkide bulunmasına karşın her bitkide bulunmamaktadır. Ayrıca filogenetik analizlerde bakterilere daha yakın olduğu tespit edilmiştir. Bu nedenle NIP grubu akuaporinlerin bitkilere azot fikse eden bakteriler ile bitki köklerinin iş birliği sırasında sonradan bitki genomuna eklendiği tahmin edilmektedir [11]. Asmada toplam 6 NIP akuaporini izole edilmiştir. NIP'ler hücrede plazma membran zarında ve endoplazmik retikulumda yoğun olarak bulunmaktadır [21]. NIP organa spesifiktir. NIP1;3 yalnızca çiçekte saptanmışken, NIP5;1 akuaporininin kök bölgesine özgü olduğunu ileri sürülmüştür [22,23,24]. NIP'lerde nispeten su geçirgenlikleri PIP ve TIP akuaporinlerine göre az olsa da bor ve H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>, gliserol ve amonyak gibi küçük molekülleri zar boyunca taşıyabilmektedirler [25, 26].

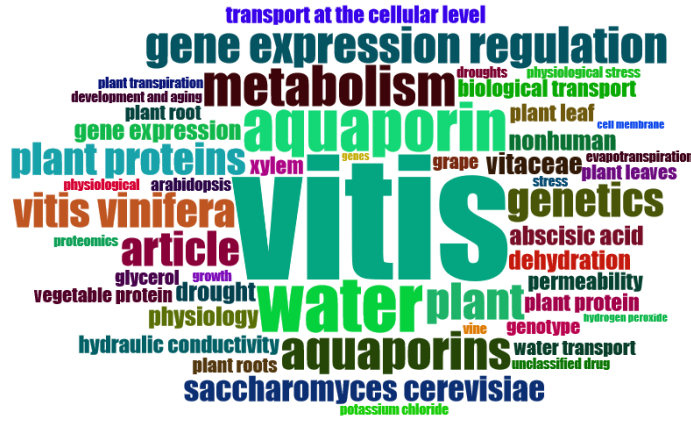
## 2.4. Küçük Temel İçsel Proteinler (SIP)

SIP alt akuaporin ailesi diğer akuaporinler ile karşılaştırıldıklarında en küçük alt sınıftır. Bunun nedeni daha küçük N-terminal bölgelerinin olması [27] ve B-loop' undaki NPA motifi korunmazken bunun yerine asparagine-proline-threonine (NPT) ya da asparagine-proline-leucine (NPL) modifine sahip olmasıdır [8]. Hücrede endoplazmik retikulum membranında bulunmaktadır. Ayrıca lizin gibi bazik kalıntılar bakımından nispeten zengindir ve izoelektrik noktaları diğer alt ailelerdeki akuaporinlerden daha yüksek olduğu ifade edilmektedir [28]. Asmada sadece VvSIP1;1 ve VvSIP2;1 olmak üzere iki tane sınıflandırılmıştır [9].

### 3. ASMA HİDROLİK İLETKENLİĞİNDE AKUAPORİNLERİN ROLÜ

Bitkiler, sesil yapıları gereği tüm yaşam döngüleri boyunca buldukları çevrede pek çok stres faktörüne maruz kalmaktadırlar. Hem bu stres faktörlerine karşı koyabilmek hem de yaşamsal aktivitelerini devam ettirebilmek için farklı mekanizmalar geliştirmek zorunda kalmışlardır. Adaptasyon yeteneği yüksek olan asmanın, ilerlemiş ksilem gelişimi ve daha düşük damar embolizasyonu ile ilişkilendirilen daha yüksek hidrolik iletkenliğe sahip olduğu tespit edilmiştir [29].

“Aquaporin” ve “Grapevine” anahtar kelimeleri kullanılarak oluşturulan “Kelime Bulutu” incelendiğinde asmada akuaporin ile ilgili yapılan çalışmalarda çoğunlukla kullanılan anahtar kelimeler görülmektedir. Şekil.3’deki Kelime Bulutu’nda görüldüğü üzere hidrolik iletkenlik, embolizm ve kavitasyon, stoma iletkenliği, gen ifadesi gibi pek çok konuda akuaporinlerin rol aldığı ve bu alanlarda yoğun çalışmalar yapıldığı görülmektedir.



Şekil 3. Scopus veri tabanından “Grapevine” ve “Aquaporin” anahtar kelimeleri kullanılarak oluşturulan Kelime Bulutu görseli.

Hücre membranları boyunca suyun hareketi, hücre içi ozmotik dengenin devamlılığı, fotosentez için gaz alışverişinde önemli olan stomaların hareketi, transpirasyon, hücre genişlemesi, kökler ve yapraklar arasında çözünenlerin ve sinyal moleküllerinin taşınması gibi pek çok fizyolojik aktivite hidrolik iletkenlik tarafından düzenlenmektedir [30]. Asmada köklerden yapraklara kadar devamlı suyun sağlanmasında iletim demetleri görev almaktadır. Bu süreçte, su molekülleri topraktan, akuaporin adı verilen gözenekler aracılığıyla daha hızlı bir şekilde bitkiye alınır. Akuaporinler, suyun akış yönünü değiştiremez, ancak bitkinin ihtiyacına göre suyun akış hızını ayarlamak için proteinlerin miktarı değiştirilerek bu sağlanır. Nispeten sıcaklığa duyarlı olan akuaporinler suyun membranlardan difüzyon hızını 10 kata kadar arttırabilir [31]. Toprakta su eksikliği nedeniyle ksilem ani su değişimlerinde emboli ve kavitasyona karşı daha hassastır [32]. Asma emboli ve kavitasyona karşı kendini korumak için farklı mekanizmalar geliştirmiştir. Örneğin ksilem iletim demetinin çapı kök uçlarından yapraklara kadar farklılık göstermektedir. Gövde kısmında ksilem çapı en yüksekken köklerde çap giderek azalmaktadır. Bu nedenle kılcal kökler emboliye karşı daha hassaslardır. Böylece hidrolik yapıda daha büyük sorunlar

çıkmadan önlenmiş olur. Transpirasyon bitkide bir basınç yaratır ve köklerden düzenli olarak sağlanamaması nedeniyle ani su basıncındaki değişim emboliye neden olabilir. Komşu hücrelerden, hücre membranı boyunca suyun diğer hücrelere giriş ve çıkışı akuaporin proteinleri sayesinde düzenlenerek ksilemden oluşan emboliyi telafi edebilmek mümkündür [32]. Ayrıca topraktan suyun alımını arttırmak için kökün uç kısımlarında akuaporin aktivitesinin daha yüksek olduğu tespit edilmiştir [33].

Akuaporinlerin bu görevleri türe, bitki üzerinde buldukları organ ve organdaki konumlarına, çevresel faktörlere, bitkide günlük ritimlere göre değişmektedir [33, 34, 35, 36, 37]. Genel olarak bütün akuaporin ailesinin suyun taşınımında rol oynadıkları varsayılsa da PIP ve TIP alt ailesi daha aktiftirler. PIP ve TIP'ler asmada köklerin ve yaprakların hidroliğinin düzenlenmesinde önemli bir rol oynar [38, 39]. TIP ve PIP akuaporin izoformları salkımda tanenin ben düşme aşamasından olgunlaşmaya kadar aktif rol oynamaktadırlar [9]. Akuaporinler köklerden yapraklara suyun devamlı taşınımında membran su geçirgenliğini düzenleyerek deplazmoliz aşamasında hücrenin toparlanmasında hızlı ve tersine değişimler meydana getirebilirler [40, 41]. PIP ve TIP grubu varsayılan akuaporinlerin köklerde daha yüksek seviyede ifade edildiği bulunurken gövde ve yapraklarda bazı akuaporin alt ailelerinin referans genlerden bile daha zayıf ifade edildiği tespit edilmiştir [42, 43]. Asmada kök ve yapraklardaki bu ifade seviyesinin nedeninin, transpirasyon ile suyun uzaklaşmasını engellerken köklerde ise topraktan suyun alımını arttırmak olduğu ifade edilmiştir [42]. Yapılan bir çalışmada, asma köklerine uygulanan civalı bileşiklerin kök hidrolik iletkenliğinde %70'e varan oranda azalmaya neden olduğu tespit edilmiş bunun nedeni ise akuaporin proteinlerindeki gen ifade seviyelerindeki azalma ile ilişkilendirilmiştir [44]. Bu çalışmaların ardından diğer bazı ağır metallerin de akuaporinlerin aktivitesinde azalmaya neden oldukları bildirilmiştir [45].

Asma değişen çevre şartlarına verdikleri tepkiye göre izohidrik ve anizohidrik olmak üzere ikiye ayrılmıştır [46]. Asmada genotipe veya türe bağlı olarak değişen ve bitki su durumunu kullanım düzeyine göre yapılan bir sınıflandırmadır. Aynı tür içinde bile olumsuz çevre şartlarına karşı akuaporinlerin kullanımı farklılık göstermektedir. Örneğin, yarı-izohidrik 'Syrah' ve izohidrik 'Grenache' üzüm çeşitlerinin yapraklarında, kuraklık stresine bağlı olarak VvPIP2;1 ifade seviyesinde 'Syrah' çeşidinde herhangi bir değişim görülmezken, 'Grenache' çeşidinde azaldığı görülmüştür [47]. Ayrıca, akuaporin düzenleme yoğunluğunun, farklı *Vitis Vinifera* L. çeşitlerinin köklerinde topraktaki su eksikliğini tolere etme yeteneğinin çeşitlerin adaptasyon yeteneğine göre değiştiği saptanmıştır [39]. Yapraklarda ise yaprakların uç kısımlarındaki PIP1;1 ve PIP2;1 genlerinin ifade seviyesindeki artış yaprak genişlemesi ile ilişkilendirilmiştir [48]. Stres hormonu olarak bilinen Absisik asitin (ABA) akuaporinlerin düzenlenmesinde aracılık ettiği bilinmektedir [49]. Özellikle stomaların kapanıp açılmasında ABA'nın etkisiyle akuaporin proteinlerinin aktivitesindeki değişim ile gerçekleşmektedir [50]. 'Touriga Nacional' çeşidinde yapılan bir denemede yaprak su potansiyelinde ve stoma iletkenliğindeki azalma ile akuaporinlerin yapraklardaki ifadesinde artış bildirilmiştir. VvTIP1;1 ifadesinin kuraklık stresi ile birlikte hem kök hem de yapraklarda gen ifadesinin attığı bulunurken, VvPIP2;1 yalnızca yaprakta ifadesinin arttığı tespit edilmiştir. Su geçirgenliğinde önemli rolü olmasına rağmen VvSIP1 akuaporininde ne köklerde ne de yapraklarda kuraklığa bağlı olarak herhangi bir değişim tespit edilmemiştir [51].

VvTIP1;1 geninin hem kökte hem de yapraklarda vakuoller sayesinde sitoplazmanın ozmotik düzenlenmesinde önemli bir rolü olduğunu ileri sürülmüştür [13, 51]. Asmadaki kuraklık ve tuz stresi gibi abiyotik stres koşulları altında, TIP1;1 gen ekspresyonu bu stres koşullarına önemli bir yanıttır. TIP1;1 ekspresyonu, yaprak su durumu parametreleri (stoma iletkenliği (gs), terleme ve hidrolik iletkenlik) ile ilişkili bulunmuştur [52]. Bu nedenle TIP akuaporinlerin hücre turgor basıncını korumak için ozmotik ayarlama kilit bir role sahip olduğu düşünülmektedir [53]. Bunun yanı sıra bitkinin

stresten çıktığı toparlanma aşamasında da önemli olduğu vurgulanmıştır. Yaprak su içeriğinin akuaporinler sayesinde daha hızlı toparlandığı rapor edilmiştir [52].

#### 4. SONUÇ

Akuaporinlerin moleküler düzeydeki işleyişini ve asma bitkisinin kuraklık stresine karşı adaptasyon için geliştirdiği mekanizmaların çözümlenmesi, gelecek kuraklık gibi stres koşullarına karşı toleranslı asma genotip/çeşit seleksiyonunda önemli bir kılavuz olabilir. Bu nedenle yaşam için elzem olan suyun bitkideki hareketlerinde rol alan akuaporinlerin tam olarak anlaşılması gerekmektedir. Akuaporin izoformlarının benzerliklerinin yüksek olması, çok fazla alt izoformları bulunması ve her birinin farklı mekanizmalarda görev alması gibi nedenlerden dolayı bugüne kadar işlevleri tam olarak anlaşılabilmiş değildir. Transkriptomik çalışmalarda gelişmeye rağmen akuaporinlerin kompleks yapıları nedeniyle bitkilerdeki görevleri tam olarak aydınlatılamamıştır. Moleküler çalışmaların hızlanması, RNA-Seq gibi platformlardaki gelişmeler bitki-su ilişkisinde akuaporinlerin rollerinin tam olarak anlaşılmasına imkân sağlayacaktır.

#### 5. RAKİP ÇIKARLAR

Bu çalışmada herhangi bir çıkar çatışması yoktur.

#### 6. YAZARLARIN KATKILARI

Makalede adı geçen her araştırmacının makaleye ortak katkısı bulunmaktadır.

#### 7. KAYNAKÇA

- [1] FAO, (2021). FAOSTAT İnternet Tarım İstatistikleri. [www.fao.org](http://www.fao.org) (Erişim Tarihi: 05.11.2022)
- [2] Koç, M., (2022), "İklim Değişikliğinin Bağcılığa Etkisi ve Sürdürülebilirlik Açısından Adaptasyon Stratejileri", *Farklı Yaklaşımlarla Tarıma Yeniden Bakış*, (291-308), Orient Yayınları.
- [3] Delrot, S., Picaud, S., & Gaudillere, J. P. (2001). Water transport and aquaporins in grapevine. *In Molecular Biology & Biotechnology of the Grapevine* (pp. 241-262). Dordrecht: Springer Netherlands.
- [4] Knepper, M. A., & Nielsen, S. (2004). Peter Agre, 2003 Nobel Prize winner in chemistry. *Journal of the American Society of Nephrology*, 15(4), 1093-1095.
- [5] Brown, D. (2017). The discovery of water channels (aquaporins). *Annals of Nutrition and Metabolism*, 70, 37-42.
- [6] Kaldenhoff, R., Kölling, A., & Richter, G. (1993). A novel blue light-and abscisic acid-inducible gene of *Arabidopsis thaliana* encoding an intrinsic membrane protein. *Plant molecular biology*, 23, 1187-1198.
- [7] Gustavsson, S., Lebrun, A. S., Nordén, K., Chaumont, F., & Johanson, U. (2005). A novel plant major intrinsic protein in *Physcomitrella patens* most similar to bacterial glycerol channels. *Plant physiology*, 139(1), 287-295.
- [8] Maurel, C., Boursiac, Y., Luu, D. T., Santoni, V., Shahzad, Z., & Verdoucq, L. (2015). *Aquaporins in plants. Physiological reviews*, 95(4), 1321-1358.
- [9] Fouquet, R., Léon, C., Ollat, N., & Barrieu, F. (2008). Identification of grapevine aquaporins and expression analysis in developing berries. *Plant cell reports*, 27, 1541-1550.
- [10] Johanson, U., Karlsson, M., Johansson, I., Gustavsson, S., Sjövall, S., Fraysse, L., ... & Kjellbom, P. (2001). The complete set of genes encoding major intrinsic proteins in *Arabidopsis* provides a framework for a new nomenclature for major intrinsic proteins in plants. *Plant physiology*, 126(4), 1358-1369.
- [11] Chaumont, F., Barrieu, F., Wojcik, E., Chrispeels, M. J., & Jung, R. (2001). Aquaporins constitute a large and highly divergent protein family in maize. *Plant physiology*, 125(3), 1206-1215.
- [12] Sakurai, J., Ishikawa, F., Yamaguchi, T., Uemura, M., & Maeshima, M. (2005). Identification of 33 rice aquaporin genes and analysis of their expression and function. *Plant and Cell Physiology*, 46(9), 1568-1577.
- [13] Sabir, F., Zarrouk, O., Noronha, H., Loureiro-Dias, M. C., Soveral, G., Gerós, H., & Prista, C. (2021). Grapevine aquaporins: Diversity, cellular functions, and ecophysiological perspectives. *Biochimie*, 188, 61-76.



- [14] Shelden, M. C., Howitt, S. M., Kaiser, B. N., & Tyerman, S. D. (2009). Identification and functional characterisation of aquaporins in the grapevine, *Vitis vinifera*. *Functional Plant Biology*, 36(12), 1065-1078.
- [15] Shivaraj, S. M., Sharma, Y., Chaudhary, J., Rajora, N., Sharma, S., Thakral, V., ... & Deshmukh, R. (2021). Dynamic role of aquaporin transport system under drought stress in plants. *Environmental and Experimental Botany*, 184, 104367.
- [16] Fischer, M., & Kaldenhoff, R. (2008). On the pH regulation of plant aquaporins. *Journal of Biological Chemistry*, 283(49), 33889-33892.
- [17] Flexas, J., Ribas-Carbó, M., Hanson, D. T., Bota, J., Otto, B., Cifre, J., ... & Kaldenhoff, R. (2006). Tobacco aquaporin NtAQPI is involved in mesophyll conductance to CO<sub>2</sub> in vivo. *The Plant Journal*, 48(3), 427-439.
- [18] Sade, N., Shatil-Cohen, A., Attia, Z., Maurel, C., Boursiac, Y., Kelly, G., ... & Moshelion, M. (2014). The role of plasma membrane aquaporins in regulating the bundle sheath-mesophyll continuum and leaf hydraulics. *Plant Physiology*, 166(3), 1609-1620.
- [19] Singh, R. K., Deshmukh, R., Muthamilarasan, M., Rani, R., & Prasad, M. (2020). Versatile roles of aquaporin in physiological processes and stress tolerance in plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, 149, 178-189.
- [20] Mandlik, R., Singla, P., Kumawat, S., Khatri, P., Ansari, W., Singh, A., ... & Deshmukh, R. (2022). Understanding aquaporin regulation defining silicon uptake and role in arsenic, antimony and germanium stress in pigeonpea (*Cajanus cajan*). *Environmental Pollution*, 294, 118606.
- [21] Gautam, A., & Pandey, A. K. (2021). Aquaporins Responses under Challenging Environmental Conditions and Abiotic Stress Tolerance in Plants. *The Botanical Review*, 1-29.
- [22] Hussain, A., Tanveer, R., Mustafa, G., Farooq, M., Amin, I., & Mansoor, S. (2020). Comparative phylogenetic analysis of aquaporins provides insight into the gene family expansion and evolution in plants and their role in drought tolerant and susceptible chickpea cultivars. *Genomics*, 112(1), 263-275.
- [23] Wallace, I. S., Choi, W. G., & Roberts, D. M. (2006). The structure, function and regulation of the nodulin 26-like intrinsic protein family of plant aquaglyceroporins. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Biomembranes*, 1758(8), 1165-1175.
- [24] Schnurbusch, T., Hayes, J., Hrmova, M., Baumann, U., Ramesh, S. A., Tyerman, S. D., ... & Sutton, T. (2010). Boron toxicity tolerance in barley through reduced expression of the multifunctional aquaporin HvNIP2; 1. *Plant Physiology*, 153(4), 1706-1715.
- [25] Takano, J., Wada, M., Ludewig, U., Schaaf, G., von Wirén, N., & Fujiwara, T. (2006). The Arabidopsis major intrinsic protein NIP5; 1 is essential for efficient boron uptake and plant development under boron limitation. *The Plant Cell*, 18(6), 1498-1509.
- [26] Henzler, T., & Steudle, E. (2000). Transport and metabolic degradation of hydrogen peroxide in Chara corallina: model calculations and measurements with the pressure probe suggest transport of H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> across water channels. *Journal of Experimental Botany*, 51(353), 2053-2066.
- [27] Kaldenhoff, R., & Fischer, M. (2006). Functional aquaporin diversity in plants. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Biomembranes*, 1758(8), 1134-1141.
- [28] Noronha, H., Agasse, A., Martins, A. P., Berny, M. C., Gomes, D., Zarrouk, O., ... & Gerós, H. (2014). The grape aquaporin VvSIP1 transports water across the ER membrane. *Journal of Experimental Botany*, 65(4), 981-993.
- [29] Lovisolo, C., Tramontini, S., Flexas, J., & Schubert, A. (2008). Mercurial inhibition of root hydraulic conductance in *Vitis* spp. rootstocks under water stress. *Environmental and Experimental Botany*, 63(1-3), 178-182
- [30] Steudle, E. (1994) The regulation of plant water at the cell, tissue, and organ level: role of active processes and of compartmentation. In: Flux control in biological systems. In: Elsevier, pp. 237-299.
- [31] Keller, M. (2020). The science of grapevines. Academic press.
- [32] Gambetta, G. A., Herrera, J. C., Dayer, S., Feng, Q., Hochberg, U., & Castellarin, S. D. (2020). The physiology of drought stress in grapevine: towards an integrative definition of drought tolerance. *Journal of Experimental Botany*, 71(16), 4658-4676.
- [33] Gambetta, G. A., Manuck, C. M., Drucker, S. T., Shaghasi, T., Fort, K., Matthews, M. A., ... & Mcelrone, A. J. (2012). The Relationship Between Root Hydraulics and Scion Vigour Across *Vitis* Rootstocks: What Role Do Root Aquaporins Play?. *Journal of Experimental Botany*, 63(18), 6445-6455.
- [33] Heinen, R. B., Ye, Q., & Chaumont, F. (2009). Role of Aquaporins in Leaf Physiology. *Journal of Experimental Botany*, 60(11), 2971-2985.
- [34] Vandeleur, R. K., Mayo, G., Shelden, M. C., Gilliham, M., Kaiser, B. N., & Tyerman, S. D., (2009). The Role of Plasma Membrane Intrinsic Protein Aquaporins in Water Transport Through Roots: Diurnal and Drought Stress Responses Reveal Different Strategies Between Isohydric and Anisohydric Cultivars of Grapevine. *Plant Physiology*, 149(1), 445-460. <https://doi.org/10.1104/PP.108.128645>.

- [34] Leitão, L., Prista, C., Moura, T. F., Loureiro-Dias, M. C., & Soveral, G. (2012). Grapevine Aquaporins: Gating of A Tonoplast Intrinsic Protein (TIP2; 1) By Cytosolic Ph. *Plos One*, 7(3).
- [35] Turgay, G., (2015). Asma'da (*Vitis Vinifera* L.) Aquaporin Genlerinin Biyoinformatik Analizi ve Farklı Dokularda İfade Profillerinin Belirlenmesi. Doktora Tezi. Ege Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü, 2015.
- [36] Shelden, M. C., Vandeleur, R., Kaiser, B. N., & Tyerman, S. D. (2017). A comparison of petiole hydraulics and aquaporin expression in an anisohydric and isohydric cultivar of grapevine in response to water-stress induced cavitation. *Frontiers in Plant Science*, 8, 1893.
- [37] Abdelhakam, S., Rabei, S. H., Nada, R. M., & Abogadallah, G. M. (2021). The complementary role of root and leaf PIP1 and PIP2 aquaporins drives the anisohydric behavior in *Helianthus annuus* L. *Environmental and Experimental Botany*, 182, 104314.
- [38] Pou, A., Medrano, H., Flexas, J., & Tyerman, S. D. (2013). A putative role for TIP and PIP aquaporins in dynamics of leaf hydraulic and stomatal conductances in grapevine under water stress and re-watering. *Plant, cell & environment*, 36(4), 828-843.
- [40] Šurbanovski, N., & Grant, O. M. (2014). The Emerging Role of Aquaporins in Plant Tolerance of Abiotic Stress. in *Emerging Technologies and Management of Crop Stress Tolerance* (Pp. 431-447). Academic Press
- [41] Hayes, M. A., Davies, C., & Dry, I. B. (2007). Isolation, functional characterization, and expression analysis of grapevine (*Vitis vinifera* L.) hexose transporters: differential roles in sink and source tissues. *Journal of experimental botany*, 58(8), 1985-1997.
- [42] Galmés, J., Pou, A., Alsina, M. M., Tomàs, M., Medrano, H., & Flexas, J. (2007). Aquaporin Expression in Response to Different Water Stress Intensities and Recovery in Richter110 (*Vitis* Sp.): Relationship With Ecophysiological Status. *Planta*, 226(3), 671–681. <https://doi.org/10.1007/S00425-007-0515-1>.
- [43] Baiges, I., & Scha, A. R. (2001). Eight Cdna Encoding Putative Aquaporins in Vitis Hybrid Richter-110 And Their Differential Expression. 52(362), 1949–1951.
- [44] Lovisolo, C., & Schubert, A. (2006). Mercury Hinders Recovery of Shoot Hydraulic Conductivity During Grapevine Rehydration: Evidence From A Whole-Plant Approach. *New Phytologist*, 172(3), 469–478. <https://doi.org/10.1111/J.14698137.2006.01852.X>.
- [45] Kapilan, R., Vaziri, M., & Zwiazek, J. J. (2018). Regulation of aquaporins in plants under stress. *Biological Research*, 51(1), 1-11.
- [46] Domec, J. C., & Johnson, D. M. (2012). Does homeostasis or disturbance of homeostasis in minimum leaf water potential explain the isohydric versus anisohydric behavior of *Vitis vinifera* L. cultivars?. *Tree Physiology*, 32(3), 245-248.
- [47] Dayer, S., Herrera, J. C., Dai, Z., Burlett, R., Lamarque, L. J., Delzon, S., ... & Gambetta, G. A. (2020). The sequence and thresholds of leaf hydraulic traits underlying grapevine varietal differences in drought tolerance. *Journal of Experimental Botany*, 71(14), 4333-4344.
- [48] Pei, H., Ma, N., Tian, J., Luo, J., Chen, J., Li, J., ... & Gao, J. (2013). An NAC transcription factor controls ethylene-regulated cell expansion in flower petals. *Plant Physiology*, 163(2), 775-791.
- [49] Wan, X., Steudle, E., & Hartung, W. (2004). Gating of water channels (aquaporins) in cortical cells of young corn roots by mechanical stimuli (pressure pulses): effects of ABA and of HgCl<sub>2</sub>. *Journal of Experimental Botany*, 55(396), 411-422.
- [50] Grondin, A., Rodrigues, O., Verdoucq, L., Merlot, S., Leonhardt, N., & Maurel, C. (2015). Aquaporins contribute to ABA-triggered stomatal closure through OST1-mediated phosphorylation. *The Plant Cell*, 27(7), 1945-1954.
- [51] Zarrouk, O., Garcia-Tejero, I., Pinto, C., Genebra, T., Sabir, F., Prista, C., ... & Chave, M. M., (2016). Aquaporins Isoforms in cv. Touriga Nacional Grapevine Under Water Stress and Recovery—Regulation of Expression in Leaves and Roots. *Agricultural Water Management*, 164, 167-175.
- [52] Schley, T. R., Franco, D. M., Junior, J. P. A., de Godoy Maia, I., Habermann, G., & de Almeida, L. F. R. (2022). TIP1; 1 expression could modulate the recovery of stomatal opening during rehydration in *Sorghum bicolor*. *Environmental and Experimental Botany*, 104908.
- [53] Li, G., Santoni, V., & Maurel, C. (2014). Plant aquaporins: roles in plant physiology. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-General Subjects*, 1840(5), 1574-1582.



© 2020 by the authors. Submitted for possible open access publication under the terms and conditions of the Creative Commons Attribution (CC BY) license (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>).